

MOUVEMENTS DES DIATOMÉES. I - L'ÉQUILIBRE DYNAMIQUE CHEZ *RHOICOSPHENIA* *ABBREVIATA*

Jean BERTRAND

42, rue de Malvoisine, 45800 Saint-Jean-de-Braye,
France

RÉSUMÉ - *Rhoicosphenia abbreviata* (Agardh) Lange-Bertalot vivant naturellement en épiphyte, n'a, jusqu'à présent, jamais été décrit dans la totalité de ses comportements à l'état libre. L'étude montre que 20 % des cellules libres se déplacent sur leur face valvaire ventrale, alors qu'elles reposent, à l'arrêt, sur leur face connective. *Rhoicosphenia* peut basculer latéralement, pivoter verticalement, horizontalement et se déplacer sous la lamelle couvre-objet, avec une vitesse moyenne d'environ 20 000 μm Heure⁻¹. Il présente en vue connective une forme dissymétrique qui pose un problème ardu d'équilibre statique et dynamique. Les méthodes d'analyse graphique utilisées dans le domaine de l'ingénieur en mécanique, telles que la géométrie descriptive et la statique graphique, sont appliquées ici. Cette étude permet de définir les conditions indispensables pour qu'une théorie explicative des mouvements, puisse être en accord avec les observations et les exigences de la bio-mécanique. Les théories de Hopkins & Drum (1966), Edgar (1979), Edgar & Pickett-Heaps (1983), sont testées sans toutefois apporter de certitude quant à leur validité.

ABSTRACT - *Rhoicosphenia abbreviata* (Agardh) Lange-Bertalot naturally living as epiphytic algae, has to date never been described in its whole behavioural "in vivo" life. This study points out that 20 % of free cells move on their valvar view, but normally lie on their girdle band. *Rhoicosphenia* may bank on its sides, rock around vertical and horizontal axes, and move between slides with an average speed of 20 000 μm Hour⁻¹. However, the dissymmetrical shape of the girdle band raises a real problem in terms of static and dynamic balance. We may apply here graphic analyses methods used in mechanical engineering, as descriptive geometry and graphical statics. This study allows us to define mandatory conditions so that such an expletive theory may fit observations and bio-mecanics constraints. Therefore, Drum & Hopkins (1966), Edgar (1979), Edgar & Pickett-Heaps (1983) theories are tried for this problem, without whenever bringing any certainty regarding their relevance.

MOTS CLÉS : Bacillariophyceae, diatomées, mouvements, vitesse, équilibre, statique, dynamique, *Rhoicosphenia*.

I - INTRODUCTION

Rhoicosphenia abbreviata (Agardh) Lange-Bertalot est une diatomée relativement commune, qui a toujours été citée comme une espèce fixée (Ger-

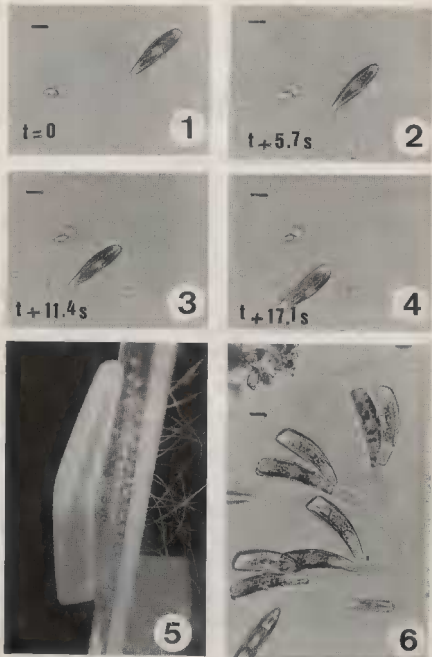


Fig. 1 à 4: Séquence de déplacement de *Rhoicosphenia abbreviata* petit apex en avant. Distance parcourue $75\mu\text{m}$ en 17.1 secondes, soit $15\ 900\mu\text{m}/\text{heure}$. On remarquera le balancement latéral en 1 et 4. - Fig. 5: Maquette en altuglass - Echelle 3 285/1 et son support perforé. - Fig. 6: Colonie de *Rhoicosphenia abbreviata* fixées. Echelle: $10\mu\text{m}$

main, 1936, 1981; Bourrelly, 1981; Krammer & Lange-Bertalot, 1986; Ricard, 1987). Elle vit souvent en colonies très abondantes sur divers supports tels que: des macrophytes, des algues (genre *Cladophora*), ou même directement sur des objets immergés, fixée par de courts pédicelles. Le genre *Rhoicosphenia* ne contient que deux espèces d'eau douce et saumâtre ; ceci explique peut-être le peu d'études qui lui a été consacré. On peut noter, outre les ouvrages de détermination classiques, des travaux de taxinomie et morphologie (Lange-Bertalot, 1980; Medlin & Fryxell, 1984) d'écologie (Germain, 1936) de biologie et physiologie (Cholnoky, 1927a; Mann, 1982 a et b; 1984) pour les plus récents. Au cours d'une étude sur la vitesse des diatomées (Bertrand, sous presse), les déplacements de cette espèce ont pu être observés (Fig 1, 2, 3 et 4) et confirment la mesure de vitesse relevée par Mann (1982 a). Les mouvements s'effectuent dans tous les sens comme chez la plupart des autres diatomées ce qui est d'autant plus surprenant que l'espèce, de par sa morphologie, ne devrait pas pouvoir se déplacer sur la face valvaire. En effet, dans cette position, sur une surface plane, elle ne repose que sur deux points seulement à chaque extrémité, du fait de la concavité de la face ventrale. L'équilibre statique ne peut donc être assuré. D'autre part, étant souvent en repos sur sa face connective, elle doit, avant de se déplacer, effectuer un basculement latéral de 90°. C'est là un problème de bio-mécanique très intéressant et nouveau, qui résumé à lui seul les autres interrogations concernant les mouvements des diatomées. Ce travail permet l'approche un peu plus précise d'une théorie sur le déplacement qui doit, pour être crédible, englober et expliquer tous les mouvements possibles observés et non uniquement le déplacement apical qui a déjà fait l'objet de nombreuses publications (Nulsch, 1962; Drum & Hopkins, 1966; Harper, 1977; Edgar, 1979a et b; Edgar & Pickett-Heaps, 1983).

Les caractères propres aux déplacements (types, fréquences des mouvements et vitesse) ont été relevés sur 2160 individus libres de *Rhoicosphenia abbreviata* et soumis à divers traitements statistiques. Une analyse de l'équilibre statique et dynamique à l'aide de la géométrie descriptive (Volquin, 1989) et de la statique graphique (Larralde, 1981) a été menée afin de parvenir à une meilleure appréhension du phénomène.

II - MATERIEL ET METHODE

Le matériel vivant a été récolté à Saint Jean de Braye (près d'Orléans) dans le déversoir et le raccordement d'une petite rivière. Les cellules les plus mobiles ont été prélevées sur des algues filamenteuses appartenant au genre *Cladophora* immergées sous une mince couche d'eau ruisselante. La récolte doit être effectuée avec délicatesse car le raclage ou le brossage, provoque la fragmentation et la mort des diatomées.

Une maquette, à l'échelle 3 285/1 (Fig. 5) a été réalisée en "Altuglass", sur laquelle ont été fixés de fins fils de nylon, au niveau des raphés, afin de simuler des "microfibrilles". L'Altuglass a été choisi pour sa densité de 1,175, qui doit se rapprocher de celle de la diatomée, lorsque la maquette est immergée dans l'eau. Un support perforé de 3 séries de trous a été fabriqué (Fig. 5) pour permettre la manipulation des fils et ainsi restituer certains

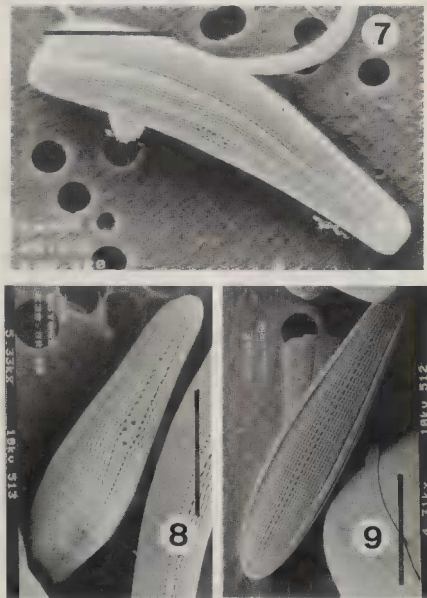


Fig. 7, 8, 9: *Rhoicosphenia abbreviata* (Photos: MEB de W. GÜTTINGER) - 7: en vue connective oblique. - 8: en vue valvaire ventrale. - 9: en vue valvaire dorsale. - Echelle 10µm

mouvements. De nombreuses séquences du comportement ont été enregistrées sur vidéo - VHS - PAL, Capteur d'image Couleur BISCHKE CCD F 12, Moniteur couleur BISHKE TVM 10 F, Magnétoscope AKAI multistandard VS 498 SEG.

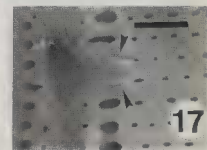
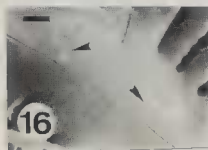
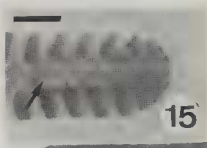
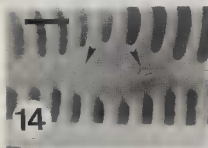
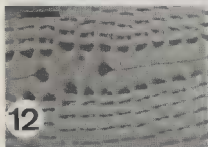
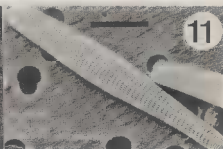
III - OBSERVATIONS

La terminologie utilisée dans la description des principaux mouvements des diatomées peut être définie comme suit:

- **Déplacement apical**: signifie glissement dans le sens de l'axe apical.
- **Basculement**: implique un mouvement de rotation autour de l'axe apical dans le plan transapical.
- **Pivotement polaire** signifie rotation autour d'un pôle dans le plan valvaire (horizontal) ou dans le plan apical (vertical) alors que **pivotement médian** se traduit par une rotation autour du nodule central dans le plan valvaire ou apical.

La presque totalité des observations effectuées sur *Rhoicosphenia abbreviata* vivant, ont eu lieu sur des cellules fixées par des pédicelles (Fig. 6), parfois en colonies extrêmement denses sur *Cladophora*. Cependant, l'observation du matériel vivant a permis de déceler des cellules indépendantes parfaitement identifiables lorsqu'elles reposent sur leur face connective mais plus délicates à reconnaître quand elles glissent sur leur face valvaire. Elles ressemblent alors à certains *Gomphonema longiceps* Ehrenberg, *G. gracile* Ehrenberg, pour les plus grandes, ou *G. olivaceum* (Hornemann) Bréb. pour les plus petites. Néanmoins, *Rhoicosphenia* se déplace toujours en se balançant latéralement avec une grande amplitude de plus ou moins 30° de chaque côté de la position verticale (Fig. 1 à 4) à la différence de *Gomphonema* qui reste stable. La position normale de repos est la face connective. C'est dans cette position que l'on trouve 80 % des cellules immobilisées par un fixateur chimique (Fig. 18). Cette proportion n'est plus que de 43 % pour les cellules vivantes. Nous avons alors 57 % des cellules vivantes en vue valvaire, dont 22 % sont en mouvement (Fig. 19).

Le déplacement apical s'effectue en grande majorité sur la face valvaire concave portant le raphé (86 % des cas), et la diatomée progresse indifféremment dans un sens (41 % sens base vers apex) ou dans l'autre (Fig. 20). Ces résultats se retrouvent que l'on observe sur la lame en position horizontale - verticale ou sous la lame couvre-objet. Le plan apical de la cellule par rapport à la verticale n'est pas fixe comme dans *Gomphonema*. Le plus souvent, il est incliné d'un angle qui peut atteindre 60° par rapport à la verticale. Ceci permet d'observer la diatomée en mouvement, presque en vue connective, même sous la lamelle (75 % en position oblique). Le déplacement sur la bande connective en l'absence de support latéral, dorsal ou ventral, est rare (4,5 % des observations) mais indéniable (Fig. 20). Ce déplacement a fait l'objet de nombreuses controverses. Dès 1894, Müller avait signalé la possibilité d'un tel déplacement chez les diatomées. Après un travail minutieux d'analyse, à l'aide du cinéma, Harper (1967) et Edgar (1979a et b) contestèrent ces observations car, dans tous les cas où le phénomène apparaissait, la diatomée prenait appui sur de la matière organi-



que. Dans le cas de *Rhoicosphenia abbreviata*, les séquences vidéo enregistrées ont montré l'absence totale de support latéral et à notre connaissance ce mouvement n'a jamais été décrit. C'est pratiquement la seule espèce de diatomée à raphé central que nous ayons observé dans cette position, effectuant des glissements en général courts de 30 à 40 μm . En revanche, le déplacement en vue connective avec support latéral ventral ou dorsal, si petit soit-il, (1/20^e du volume de la diatomée) est courant.

Le basculement latéral a lieu indifféremment de la position connective vers la position valvaire et vice-versa. Dans le premier cas, la cellule en position connective semble se soulever à une extrémité, puis glisser et enfin, en une fraction de seconde, elle se redresse sur la face valvaire pour entamer un déplacement apical. Le basculement de la position valvaire à la position connective peut être observé dès que la diatomée s'arrête; elle s'incline alors sur le côté et se repose sur la bande connective. En raison de leur courte durée, peu de basculements (9,5 % des mouvements) ont été observés (cf. Fig. 20), mais il est bien évident que toutes les cellules en déplacement valvaire (mouvement le plus répandu 80% des observations) ont, à un certain moment, basculé de la position connective à la position valvaire, sans pouvoir être observées à ce moment précis.

Le pivotement polaire horizontal est un mouvement rare chez *Rhoicosphenia* (4,5 % des cas observés). L'amplitude de l'angle de pivotement est en moyenne de 70° mais elle peut atteindre parfois 270° en moins d'une seconde (3 cas observés).

Le pivotement polaire vertical a été plus rarement observé que le précédent. Cinq diatomées sur lame et six, sous lamelle, ont parcouru un angle de 90°. Deux cas ont été suivis d'un pivotement horizontal.

Le pivotement médian n'a jamais été observé lorsque la diatomée est en contact avec la lame de verre (Fig. 20), mais il est apparu quatre fois lorsque *Rhoicosphenia abbreviata* prenait appui sur la matière organique entre lame et lamelle. Ce mouvement, remarqué une fois avec une rotation verti-

-
- Fig. 10 à 15: *Rhoicosphenia abbreviata*. (Photos: MEB de W. GÜTTINGER) - 10: Fissure de la terminaison apicale de la face ventrale - Echelle: 1 μm . - 11: Valve dorsale traitée aux ultrasons - Les côtes internes apparaissent clairement - Echelle: 10 μm . - 12: Pores centraux extérieurs de la valve ventrale - Echelle: 1 μm . - 13: Pores extérieurs de la terminaison basale de la face dorsale - Echelle: 1 μm . - 14: Pores centraux intérieurs de la valve ventrale - On voit nettement les crochets aux raphé (flèche) Ech. 1 μm . - 15: Pore intérieur de la terminaison basale avec crochet du raphé (flèche) - Echelle: 1 μm .
 Fig. 16: Pores centraux internes d'une valve de *Gomphonema* sp. On remarque les crochets très importants perpendiculaires à l'axe apical (Photo: LANGE-BERTALOT, 1980) - Echelle: 1 μm .
 Fig. 17: Pores centraux externes d'une valve de *Nitzschia obtusa*. On voit les branches perpendiculaires du raphé (Photo: H. GERMAIN, 1984) - Echelle: 1 μm .

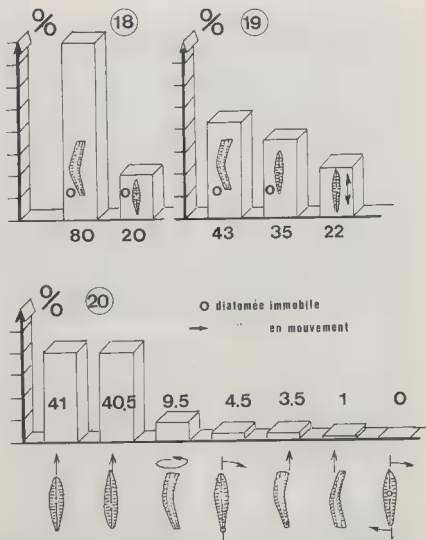


Fig. 18 à 20: Statistiques - Fig. 18: Fréquence relative, sur support de verre, des positions des diatomées tuées au fixateur de SEMICHON (250 mesures). - Fig. 19: Fréquence relative, sur lame de verre, des positions et comportement des diatomées vivantes (200 mesures). - Fig. 20: Fréquence relative, sur lame de verre, des mouvements des diatomées vivantes (200 mesures).

caie, et trois fois lorsque la diatomée parcourait un trajet hélicoïdal sur un filament de *Melosira varians* Ag., a fait l'objet d'un enregistrement vidéo.

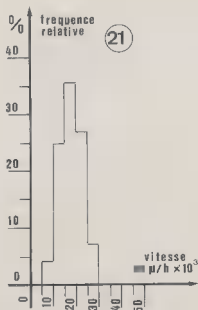


Fig. 21: Histogramme des vitesses - Fréquence relative des diatomées en fonction de la vitesse (1450 mesures; 150 retenues).

Les vitesses mesurées, suivant le protocole décrit pour cinq taxons par Bertrand (sous presse), ont les mêmes caractéristiques dans le cas présent. La vitesse est séquentielle et suit une loi statistique Gaussienne; elle varie de 10 000 à 30 000 $\mu\text{m}/\text{heure}$, la vitesse moyenne de la majorité des individus se situant autour de 20 000 $\mu\text{m}/\text{heure}$ (Fig. 21). La vitesse instantanée, qui n'a pas été mesurée, présente les mêmes particularités que celles décrites par Edgar (1979a et b): mouvements saccadés, aléatoires, provenant probablement de l'arrachement du mucus sur le substrat (lame de verre). Le phénomène est d'autant plus apparent que la diatomée est petite. La vitesse moyenne est identique sur lame ($21700 \pm 3800 \mu\text{m}/\text{h}$) et sous lamelle couvre-objet ($25000 \pm 3100 \mu\text{m}/\text{h}$), en position valvaire ($24500 \mu\text{m}/\text{h}$) et connective ($23500 \mu\text{m}/\text{h}$), dans un sens (base-apex) ($20800 \mu\text{m}/\text{h}$) ou dans l'autre (apex-base) ($22300 \mu\text{m}/\text{h}$), confirmant ainsi les observations de Drum & Hopkins (1966) sur d'autres espèces de diatomées hétéropolaires.

Le mouvement des matières organiques transportées par les raphés existe également chez *Rhoicosphenia*, mais il est assez rare, probablement en raison de la très courte longueur des raphés dorsaux. Cette vitesse n'a pas été mesurée, car le nombre d'observations était trop faible et non significatif. Toutefois, sur un *Rhoicosphenia* à l'arrêt en position valvaire, l'attraction d'une parcelle de matière organique et son introduction entre la face valvaire ventrale et un filament de *Cladophora* ont pu être enregistrées sur Vidéo. L'aspiration a eu lieu à une distance de 4 μm de la diatomée. De tels phénomènes ont déjà été décrits sur *Pinnularia* par Müller (1894) et par

d'autres auteurs chez *Nitzschia sigmoïdea* (Nitzsch.) W. Smith, mais ces observations ont été, semble-t-il à tort, vivement contestées par Harper (1977).

Les cellules initiales sont également douées de mobilité mais il est rare d'en observer dans les populations sauvages (six cas en un an). La vitesse, ($21600 \pm 3830 \mu\text{m}/\text{heure}$), et les mouvements sont identiques à ceux des formes végétatives.

IV - MORPHOLOGIE

La forme dissymétrique du plan apical de cette diatomée est bien connue, de même que l'ornementation des valves. Les rapports des dimensions, leur variabilité, la courbure des valves ventrales ainsi que les rayons de raccordement des faces (le rayon de raccordement se définit comme étant le rayon du cylindre tangent à deux plans, formant un dièdre; dans le cas présent il s'agit de la valve et de la bande connective) ont été examinés afin de déterminer les paramètres essentiels de l'équilibre statique et dynamique de *Rhoicosphenia abbreviata*.

Sur l'ensemble des cellules étudiées la longueur de la valve varie de 11 à $45 \mu\text{m}$, tandis que l'épaisseur du frustule (largeur de la vue connective) varie de $4,5$ à $7 \mu\text{m}$. La largeur varie de $4,5$ à $9 \mu\text{m}$ pour des valves de $11 \mu\text{m}$ de longueur, mais seulement de 9 à $11 \mu\text{m}$ pour les valves de $45 \mu\text{m}$ de longueur. La courbure des valves ventrales est très peu variable ($a = 172^{\circ}76 \text{ ff } 3^{\circ}08$) quelque soit la longueur (corrélation = $+ 0,023$). Le raphé, déjà décrit par les taxonomistes, développe une fissure droite, très longue, sur la terminaison apicale de la face ventrale (Figs. 8 et 10) et deux petites fissures droites à chaque terminaison de la valve dorsale (Figs. 9 et 13).

Mais, ce qui est remarquable, c'est la forme en hameçon des pores centraux des raphés internes, bien visibles sur les 2 valves (Figs. 14 et 15). Cette disposition est très importante, car elle représente une difficulté supplémentaire à la compréhension de l'extrusion des microfibrilles mucilagineuses dans la théorie de Edgar & Pickett-Heaps (1983).

Les valves se terminent à chaque extrémité par un arrondi de rayon de $1 \mu\text{m}$ environ. Le rayon du manteau de la valve ventrale varie selon les individus de $1 \mu\text{m}$ aux extrémités à $3 \mu\text{m}$ au niveau des nodules centraux (Fig. 7). Ces proportions définissent un volume obligatoirement instable dont toutes les arêtes sont arrondies, où la hauteur est souvent plus grande que la largeur et qui repose sur deux pointes hémisphériques à chaque extrémité lorsque la diatomée est en mouvement.

V - L'ÉQUILIBRE STATIQUE

C'est la position occupée par un corps immobile pour obtenir la stabilité maximale. Les cellules vivantes de petites dimensions ($11 \mu\text{m}$) dont la vitesse de chute dans l'eau est de $16200 \pm 280 \mu\text{m}/\text{heure}$ ne sont pas en équilibre hydrostatique mais soumise à la force gravitationnelle. La poussée d'Archimède s'exerce, pour une hauteur d'eau de dix fois la hauteur de la

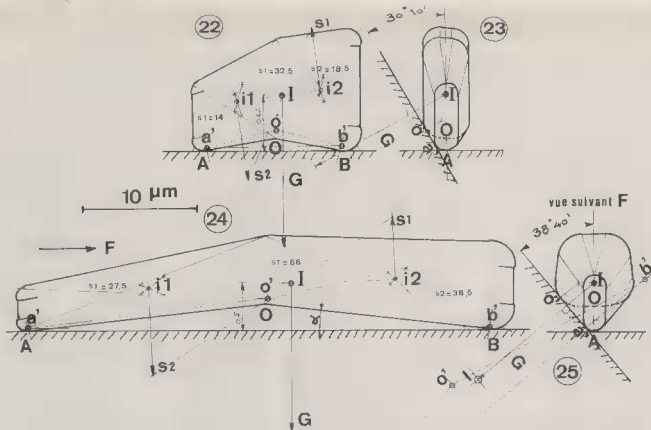


Fig. 22 à 25: Analyse d'équilibre en statique graphique - 22-23: Diatomée courte et épaisse. La projection G du centre d'inertie I est en dehors du triangle $a'o'b'$. La diatomée se couchera en position connective. - 24-25: Diatomée longue et mince. La projection G du centre d'inertie I est à l'intérieur du triangle $a'o'b'$ (Fig. 25). La cellule restera en appui et en équilibre sur le plan oblique.

diatomée, au même point que le centre d'inertie de la cellule, ce qui implique que seule la répartition des masses de la diatomée, par rapport aux points d'appui, détermine la position de la cellule immergée au repos. La recherche par la statistique graphique du centre d'inertie a permis de constater qu'il se situait toujours près de la moitié de la hauteur de la valve (Figs. 22 et 24). De ce centre d'inertie I, un vecteur G, dont la valeur est égale à la masse M de la diatomée et dont, l'orientation est perpendiculaire au plan d'appui, nous renseigne directement sur l'équilibre ou l'instabilité de la diatomée.

Ainsi, *Rhoicosphenia abbreviata*, en appui vertical sur ses deux points A et B est donc en **instabilité permanente et bascule obligatoirement sur la face connective** ce qui est aisément vérifié sur la maquette immergée. Cependant, du fait de la plus grande largeur au centre de la valve ventrale, géométriquement, il existe un plan oblique intermédiaire qui a pu être déterminé par les méthodes de la géométrie descriptive C'est le plan oblique, tangent aux rayons de raccordement des valves et du manteau. Il est défini sur les figures 22 et 24 par les points a'o'b', figurés en vue connective et en vue de l'extrémité de la diatomée (Figs. 23 et 25).

L'inclinaison du plan oblique, par rapport au plan apical, a pu être définie entre 27° et 43° ce qui permet de formuler deux hypothèses:

a) Si la valve à une faible largeur et une forte hauteur, l'inclinaison du plan est minimale. La projection de I sur le plan de repos est alors située très nettement en dehors du plan oblique a'o'b' (Fig. 23). Dans ce cas, la diatomée bascule obligatoirement en position connective, ce qui explique la fréquence élevée (80%) des individus de *Rhoicosphenia abbreviata* observés dans cette position.

b) Si la valve est de grande largeur et de faible hauteur, l'angle du plan oblique est maximal et la projection de I passe très près du point o' et peut, suivant le rayon de raccordement du manteau, passer à l'intérieur du triangle a'o'b' créant ainsi les conditions d'équilibre au repos en position inclinée (Fig. 25). Cette dernière constatation est confirmée par l'observation de 20% des valves dans cette position.

VI - L'EQUILIBRE DYNAMIQUE - DISCUSSION:

Nous avons donc la confirmation qu'au point de vue de l'équilibre statique, *Rhoicosphenia abbreviata* ne devrait se déplacer que très rarement sur la face ventrale. Or, l'observation démontre que c'est un phénomène courant. En effet, la fréquence des valves vivantes en position valvaire est de 57% (dont 22% en déplacement) contre 20% dans le cas de valves tuées par fixation chimique. C'est ce qui nous conduit à nous interroger sur les problèmes d'équilibre dynamique avec deux objectifs prioritaires:

- déterminer les séquences de mouvements conduisant de la position connective à la position valvaire avec le minimum d'effort.
- déterminer les forces actives et passives permettant ces mouvements.

Pour la détermination des forces, les hypothèses de fonctionnement de la diatomée développées par Hopkins & Drum (1966) et Edgar & Pickett-Heaps (1983) ont été retenues en vue de définir les forces motrices, les forces résistantes et leurs orientations. La deuxième hypothèse est le prolongement de la première mais, propose un système moteur différent. Nous n'avons pas retenu la théorie de Harper (1967) car elle est impropre à expliquer la plupart des mouvements comme l'ont démontré Edgar & Pickett-Heaps (1983).

Après avoir découvert la présence de microfilaments en faisceaux parallèles au raphé, assimilables aux microfibrilles des muscles striés et accompagnés de corps cristalloïdes susceptibles de sécréter du mucus, Hopkins & Drum (1966) tentent d'expliquer la propulsion des diatomées par l'existence de faisceaux de microfibrilles contractiles, issus du raphé et s'accrochant au substrat.

Edgar (1979a et b) puis Edgar & Pickett-Heaps (1983) décrivent des vésicules à mucus, contenant également les germes des microfibrilles. Celles-ci sont extrudées dans les pores centraux du raphé et sont liées au plasmalemme. Elles assurent la propulsion par un déplacement inverse de la diatomée, à la même vitesse en prenant appui sur le substrat à l'extérieur. Nous remarquons que les deux théories n'envisagent que le déplacement apical de la diatomée. Elles ne traitent pas des basculements latéraux ni des autres mouvements tels que les pivotements polaires. A partir de la théorie d'Edgar & Pickett-Heaps (1983) la réalisation du basculement latéral de *Rhizosolenia* pourrait être décrite de la manière suivante: des pores centraux et apicaux et sur toute la longueur du raphé les microfibrilles mucilagineuses s'écoulent et entrent en contact avec le substrat; ensuite, ou simultanément, les microfibrilles se déplacent dans la même direction le long du raphé.

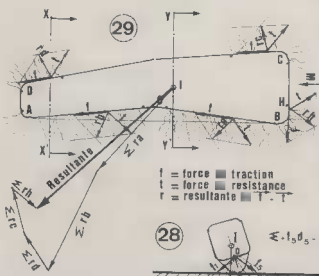
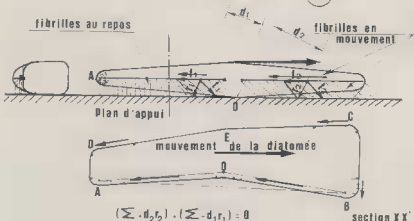
Plusieurs conséquences peuvent être dégagées de cette hypothèse: Les microfibrilles qui doivent avoir une certaine élasticité seront mises en tension et s'inclineront à cause du déplacement axial; la décomposition des forces se fera suivant la figure 26: il y aura égalité des forces situées de part et d'autre de l'axe de pivotement O'E. et il y aura mise en mouvement du fait des forces de propulsion (f_1, f_2, \dots, f_n) et des forces de traction (t_1, t_2, \dots, t_n). La somme vectorielle des forces f et t engendre une résultante r dirigée vers le plan d'appui. Ainsi la diatomée sera plaquée sur le substrat. Les microfibrilles issues du raphé ventral, exercent leurs actions à l'intérieur du plan d'appui AOB. Ceci empêche formellement le basculement de la position connective vers la position valvaire en raison des considérations étudiées en équilibre statique. D'autre part, les deux raphés dorsaux C et D exercent simultanément leurs forces et viennent en opposition à l'action du raphé ventral.

En résumé, nous obtenons un déplacement apical sur la face connective qui rend compte de 4 % des mouvements observés, mais il n'y a pas de soulèvement d'une extrémité et surtout il y a impossibilité de basculement transapical.

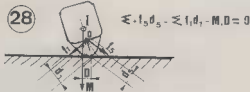
Ces résultats sont totalement confirmés par la simulation sur la maquette immergée. Ainsi, la théorie de Edgar & Pickett-Heaps (1983) ne pa-

ETUDE DES FORCES

26



$R.d > M.D$
 = basculement



rait pas pouvoir expliquer les basculements transapicaux. Afin de réaliser correctement les trois séquences définies plus haut - qui rendraient compte des observations dans le cadre des deux hypothèses retenues - un certain nombre de corrections seraient nécessaires:

1er temps - S'il n'y a pas basculement naturel autour de OE, il faut qu'une des extrémités génère des microfibrilles avant les raphés centraux.

2ème temps - Les branches des raphés ventraux et dorsaux sécrètent leurs microfibrilles, mais les filaments de la face en contact avec le substrat adhèrent les premiers, car ils sont plus près de l'appui. Par leurs contractions, les microfibrilles engendrent un effort dissymétrique entre OB et C (ou entre OA et D) jusqu'à ce que C s'arrache de l'appui (puisque C est deux fois moins long que OB). Cette situation crée un couple de rotation autour de OB (ou de OA) et permet le basculement jusqu'au plan oblique a'o'b'.

3ème temps - Le brusque relâchement de C permet aux microfibrilles OB d'agir comme des ressorts, provoquant le mouvement de rotation qui se poursuit jusqu'en position verticale - ce qui explique les observations de basculements en une fraction de seconde. Cependant, arrivée à cette position, la diatomée est en équilibre instable. Si les microfibrilles des raphés AOB sont dans le même plan, ainsi que Edgar & Pickett-Heaps les décrivent, il ne peut y avoir de maintien en équilibre car les forces de traction sont elles aussi dans un même plan. L'ensemble pivote donc autour de l'axe AB et la diatomée retombe en face connective. Les essais sur maquette confirment parfaitement cet exposé.

L'hypothèse d'Edgar & Pickett-Heaps semble donc difficile à appliquer aux mouvements de *Rhoicosphenia abbreviata* aussi avons nous essayé de tirer partie de la théorie de Hopkins & Drum (1966). On peut alors penser que les microfibrilles, très fortement hydratées, sont en équilibre hydrostatique et se dispersent en divergeant (Fig. 27). Dans la première étape du contact avec le substrat, les plus divergentes (f1, f2) vont adhérer les premières et donc assurer le basculement après contraction. Ensuite, lorsque la diatomée sera en position valvaire, les microfibrilles opposées (f4, f5) seront également en contact avec le substrat. Elles maintiendront alors la diatomée en équilibre

Fig. 26 à 30: Analyse des forces. - Fig. 26: *Rhoicosphenia abbreviata* au repos en position connective. Les microfibrilles exercent une traction suivant les flèches après avoir adhéré sur le plan d'appui selon l'hypothèse d'Edgar & Pickett-Heaps (1983). - Fig. 27: Coupe de la diatomée suivant le plan transapical illustrant les microfibrilles divergentes de l'hypothèse de Drum & Hopkins (1966). - Fig. 28: Coupe suivant le plan transapical d'une cellule en appui sur ces deux extrémités. Répartition des forces conduisant à l'équilibre selon l'hypothèse de Drum & Hopkins (1966). - Fig. 29-30: Vue connective avec répartition des microfibrilles divergentes exerçant une traction pour provoquer le mouvement. Répartition des forces et leur résultantes conduisant au basculement latéral sur la valve ventrale selon les hypothèses cumulées de Hopkins & Drum (1966) et Edgar & Pickett-Heaps (1983).

par la réalisation d'un triangle f1-O-f5 dont deux côtés f1 et f5 sont en extension, permettant le maintien en position stable (Fig. 28) (équilibre parfaitement vérifié sur la maquette). Toutefois, le maintien dans cette position serait relativement instable en raison du remplacement des microfibrilles au cours du déplacement longitudinal ce qui expliquerait le balancement latéral observé.

L'adoption de l'hypothèse des microfibrilles divergentes en équilibre hydrostatique présente plusieurs avantages importants: 1) Ces microfibrilles peuvent s'échapper de la diatomée dans toutes les directions y compris de bas en haut et permettre ainsi le déplacement sous la lamelle, confirmant les observations. 2) Du fait de la divergence, le point extrême d'adhésion des filaments les plus éloignés (f1 ou f6) pourra se situer au delà de la ligne AB. Alors, la contraction permettra directement le basculement sans passer par les stades 1 et 2. La manipulation de la maquette le montre aisément.

Cependant, nous n'avons pas résolu le mouvement apical de la diatomée et il est alors tentant d'adjoindre le déplacement longitudinal de Edgar & Pickett-Heaps (Fig. 29). Ces dispositifs conjugués déterminent une somme de forces résultantes obliques ($r_1 + r_2 + r_3 + \dots + r_n = R$) qui, compte tenu de la disposition des raphés, aura tendance à déplacer latéralement la diatomée. Ainsi, aura été créé un couple de basculement R de distance d , prenant appui sur l'angle du manteau et des extrémités AB. Ce couple vient en opposition à celui formé par la masse M de la diatomée appliquée en I , au centre d'inertie, avec une distance D (l'angle du manteau) (Fig. 30). Si l'effort de traction est suffisant, il y aura basculement. La position valvaire étant alors atteinte et conservée par la traction des faisceaux divergents, le mouvement apical pourra alors se poursuivre.

VII - CONCLUSION

Considérées séparément, les théories explicatives du mouvement de Drum & Hopkins (1966) ou de Edgar & Pickett-Heaps (1983) ne semblent pas pouvoir résoudre les problèmes de l'équilibre, du basculement latéral et du déplacement apical de *Rhoicosphenia abbreviata*. La réunion des deux hypothèses permettrait, au moins théoriquement, de résoudre ces trois interrogations de base. Mais il semble nécessaire de modifier certains éléments de l'une et de l'autre de ces théories. Enfin, quelques points essentiels, qui n'ont pas encore été évoqués et dont la résolution paraît douteuse ou erronée ou même non traitée, ne permettent pas de mettre un point final à l'étude du mouvement des diatomées. En effet, Edgar & Pickett-Heaps (1983) imaginent des microfibrilles tractrices rigides dans le plan apical. Or, il y a une incompatibilité entre deux états physiques des microfibrilles: elles seraient souples dans le plan transapical pour épouser les sinuosités du raphé, et par contre, elles seraient rigides dans le plan apical pour permettre la traction de la diatomée: c'est une contradiction majeure. Ce qui nous conduit à réfuter également le système d'ancrage des microfibrilles sur le plasmalemme (Edgar & Pickett-Heaps, 1983). Cet ancrage, qui n'est pas un encastrement comme chez les Ciliés ou les Héliozaïres, ne peut permettre le maintien perpendiculaire de la fibre sur son support. Il va donc nécessairement s'incliner sous

l'effort. D'autre part, comment une microfibrille naissante et s'allongeant lentement peut-elle trouver une ouverture réduite, se présentant obliquement, alors qu'elle peut être entraînée sous le raphé jusqu'à une vitesse de 35µm/seconde, comme chez *Nitzschia closterium*. (Ehrenb.) W. Smith. Edgar & Pickett-Heaps (1983) suggèrent que le guidage des microfibrilles est réalisé par des microtubules du cytosquelette mais à l'arrêt. Or, dès que la diatomée a atteint sa vitesse nominale, il faut bien que d'autres microfibrilles soient sécrétées et extrudées pour entretenir le mouvement, ainsi, elles seraient entraînées dans l'intérieur du raphé où elles disparaîtraient. Enfin, il faut que les microfibrilles sortent du pore central du raphé et ceci est une autre difficulté importante. En effet, certaines diatomées, dont *Rhoicosphenia abbreviata*, ont un raphé qui possède une structure interne différente de la structure externe. Elles prennent souvent l'aspect d'un véritable crochet (Figs. 14 et 15). Le cas est particulièrement net chez *Gomphonema* sp. (Lange-Bertalot, 1980) cf. Fig. 16, *G. gracile*, *G. accuminatum* Ehrenberg, *G. angustatum* (Kütz.) Rabenh., *G. clavatum* Ehrenberg (Güttinger, 1987). Cette disposition est retrouvée également, mais avec un crochet très allongé extérieur, chez *Gyrosigma accuminatum* (Kütz.) Raben. (Güttinger, 1987; Germain, 1988). Elle est également visible sur les *Neidium*, *Cymbella silesiaca* Bleisch in Raben., *C. minuta* Hilse, *C. gracilis*, (Ehrenb.) Kütz., mais la difficulté maximale est présentée par *Nitzschia obtusa* W. Smith (Fig. 17) où la branche centrale du raphé est perpendiculaire à l'axe apical, tout comme chez *Nitzschia ignorata*, Krasske, *N. filiformis*, (W. Smith) Van Heurck, *N. brevissima* Grünow (Germain, 1984).

Quel peut-être alors le chemin des microfibrilles ? car si elles s'engagent dans l'extrémité du crochet, elles ne parviendront jamais à l'extérieur, puisqu'elles sont entraînées suivant l'axe apical, à grande vitesse !

Le problème de l'extrusion est encore accru si l'on fait naître les microfibrilles sur l'apex, car alors, elles doivent passer dans l'héliotoglose par une fissure fermée à l'intérieur, souvent perpendiculaire à l'axe apical, comme dans *Cymbella erhenbergii* Kütz., *C. cistula*, (Ehrenb.) Kirch., *C. affinis* Kütz. (Güttinger, 1987). En revanche, si des microfibrilles contractiles sont fixées le long du raphé, l'hypothèse devient réaliste et rend assez bien compte d'un certain nombre d'observations mais malheureusement pas du déplacement apical qui reste à étudier en fonction de la bio-mécanique. Les quelques points évoqués ici parmi de nombreux autres, tels que le pivotement vertical ou horizontal, montrent bien la grande difficulté à bâtir un système cohérent avec les observations et les impératifs de la bio-mécanique.

La théorie de Edgar & Pickett-Heaps (1983), malgré les progrès incontestables qu'elle a fait faire dans le domaine de la compréhension du fonctionnement interne des diatomées, paraît impropre à expliquer, sans de profondes modifications, les liaisons mécaniques diatomée-substrat. Drum & Hopkins (1966) semblent plus près de la vérité. Les documents photographiques donnés dans Round *et al.* (1990, Fig. 71c et d) confirmeraient parfaitement l'hypothèse des microfibrilles évoquées fig. 27 et 28. de la présente étude.

Le cas de *Rhoicosphenia abbreviata* étudié ici est exemplaire à cet égard. Il a permis une approche nouvelle et une réflexion plus approfondie sur les relations mécaniques diatomée-substrat.

REMERCIEMENTS

Je remercie particulièrement Monsieur W. Güttinger pour les photos en MEB, Messieurs M. Coste et F. Straub pour avoir accepté de corriger mon manuscrit et apporté d'utiles suggestions, Monsieur Lange-Bertalot et Madame Germain pour m'avoir permis de me servir de leurs documents photographiques. Merci à ma fille Catherine pour le travail de secrétariat.

Nota: La cassette vidéo "L'équilibre dynamique chez *Rhoicosphenia abbreviata*" montrant les séquences citées dans le texte peut-être commandée à l'auteur en précisant le système PAL ou SECAM.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTRAND J. (sous presse). - La vitesse des diatomées - *Diatom Research*.
- BOURRELLY P., 1981 - *Les algues d'eau douce T. II - Algues jaunes et brunes* Paris, Boubée et Cie, 438 p.
- CHOLNOKY B., 1927 - Über die Auxosporenbildung von *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun. *Arch. Protistenk.*, 60: 8-33.
- DRUM R.W. & HOPKINS J.T., 1966 - Diatom locomotion an explanation. *Protoplasma* 62: 1-33.
- EDGAR L.A., 1979a - Diatom locomotion. Computer assisted analysis of cine film - *Brit. Phycol. J.* 14: 83-101.
- EDGAR L.A., 1979b - *Diatom Locomotion*. Ph. D. Thesis - University of Bristol.
- EDGAR L.A. & PICKETT-HEAPS J.D., 1983 - The mechanism of diatoms locomotion an ultrastructural study of the motility apparatus. *Proc. Roy. Soc. London* - B 218: 333-343.
- GERMAIN H., 1936 - Les lieux de développement et de multiplication des diatomées d'eau douce. *Bull. Soc. Nat. de l'Ouest* (Thèse de doctorat), 200p., 16 pl. photos.
- GERMAIN H., 1981 - *Flore des diatomées - Eaux douces et saumâtres du Massif Armoricaïn et contrées voisines d'Europe Occidentale* - Paris, Boubée, 444p., 169.pl.
- GERMAIN H., 1984 - The central nodule of *Nitzschia obtusa* Grunow In RICARD M. (Ed.), *Proc. 8th Int. Diatom Symp. - Paris aug 84* - Koeltz Koenigstein Publ.: 227-235.
- GERMAIN H., 1988 - Dissemblance entre les côtés externes et internes de la valve observée en MEB chez quelques diatomées pennées. *Cryptogamie Algol.* 10 (3):173-179.
- GÜTTINGER W., 1987 - *Collection of SEM micrographie of diatoms* - O.KOELTZ Publ. Koenigstein WG - série I à 3 - 110 plates.
- HARPER M.A., 1967 - *Locomotion of diatom, and chumbing of blue green algae*. Ph. D. Thesis. University of Bristol., 171 p.

- HARPER M.A., 1977 - Movements. In WERNER D. (Ed.), *The biology of diatoms*. Blackwell, Oxford. Publ., pp. 224-249.
- HOPKINS J.T. et DRUM R.W., 1966 - Diatom motility an explanation and a problem - *Brit. Phycol. Bull.* 3(1): 63-67.
- KRAMMER K. & LANGE-BERTALOT H., 1986 - *Bacillariophyceae Vol. 1 - Naviculaceae*, In Pascher's Süßwasserflora von Mitteleuropa Band 2/1, 876p.
- LANGE-BERTALOT H., 1980 - Ein Beitrag zur Revision des Gattungen *Rhoicosphenia* Grun., *Gomphonema* Ag., *Gomphoneis*. *Bot. Notiser* 133: 585-594.
- LARRALDE J.P., 1981 - *Mécanique statique - méthode graphique*. Paris. Masson, 200 p.
- MANN D.G., 1982a - Structure life history and systematics of *Rhoicosphenia* (Bacillariophyta) I - Vegetative cell of *Rh. curvata*. *J. Phycol.* 18: 162-176.
- MANN D.G., 1982b - Structure life history and systematics of *Rhoicosphenia* (Bacillariophyta) II - Auxospore formation and perizonium structure of *Rh. curvata*. *J. Phycol.* 18: 264-274.
- MANN D.G., 1984 - Structure life history and systematics of *Rhoicosphenia* (Bacillariophyta) V. Initial cell and size reduction in *Rh. curvata* and a description of *Rhoicospheniaceae* *fam nov.* *J. Phycol.* 20: 544-555.
- MEDLIN L.K & FRYXELL G.A., 1984 - Structure life history and systematics of *Rhoicosphenia* (Bacillariophyta) 3 - *Rhoicosphenia adolphi* and its relationship to *Rhoiconeis*. In MANN D.G. (Ed.) *Proc. 7th in Diatom Symp. Philadelphia*. 1982 KOELTZ pub.), pp. 255-264.
- MÜLLER O., 1894 - Die Ortsbewegung der Bacillariaceen betreffend. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 12: 136-143.
- NULTSCH W., 1962 - Über das Bewegungsverhalten der Diatomeen. *Planta* 58: 22-33.
- RICARD M., 1987 - *Atlas du phytoplancton marin - Vol. II - Diatomophycées* Paris, CNRS, 297 p.
- ROUND F.E., CRAWFORD R.M. & MANN D.G., 1990 - *The diatoms. Biology & morphology of the genera*. Cambridge Univ. Press, 747p.
- VOILQUIN M., 1989 - *Géométrie descriptive* Paris, Dunod - T1, 280p. - T2, 364 p.